第 37 卷第 4 期
2017 年 2 月

生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37, No.4
Feb., 2017

DOI: 10.5846/stxb201605311040
贾彤,曹苗文,周永娜,乔沙沙,柴宝峰.庞泉沟自然保护区常见禾本科植物内生真菌分布及其影响因素.生态学报,2017,37(4):1103-1110.
Jia T, Cao M W, Zhou Y N, Qiao S S, Chai B F. Distribution of endophyte fungi associated with common plants and preliminary assessment of impact factors in Pangquangou Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(4):1103-1110.

# 庞泉沟自然保护区常见禾本科植物内生真菌分布及其影响因素

贾　彤*,曹苗文,周永娜,乔沙沙,柴宝峰
山西大学黄土高原研究所, 太原　030006

**摘要**:以庞泉沟自然保护区 4 种不同群落类型林地和灌丛下的优势禾草为研究对象,调查不同禾草内生真菌感染率,研究内生真菌感染的禾草种群与原生生境的土壤理化性质、土壤酶活性及土壤微生物群落结构的相互关系。结果发现,影响紫羊茅、中亚薹草和野燕麦染菌率的主要因子是土壤水分含量和碳氮比,且土壤 C、N、S 以及土壤水分含量与紫羊茅的内生真菌染菌率成正相关,土壤蔗糖酶、脲酶和酸性磷酸酶与紫羊茅的感染率显著正相关,但中亚薹草与紫羊茅的结果相反。丝盖伞科是华北落叶松林和油松林土壤微生物群落的优势真菌,但不同染菌植被群落类型下的优势细菌微生物群落组成不同。总体看来,4 种森林群落类型下禾草内生真菌染菌率与土壤理化性质相关性不同,且受到的生态因子影响大小也有差异,内生真菌感染导致各植被群落类型的土壤微生物群落结构具有差异,其优势土壤真菌和土壤细菌组成不同,这有助于进一步认识原生生境下不同感染率的禾草种群对土壤微生物群落结构的影响及其在生态系统中的各异生态学功能。

**关键词**:内生真菌;染菌率;酶活性;土壤微生物群落

# Distribution of endophyte fungi associated with common plants and preliminary assessment of impact factors in Pangquangou Nature Reserve

JIA Tong*, CAO Miaowen, ZHOU Yongna, QIAO Shasha, CHAI Baofeng
*Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan* 030006, *China*

**Abstract**: Fungal endophytes are fungi that live for a significant part of their life cycle internally and asymptomatically (without causing any apparent tissue damage) in plants. For grasses, these endophytes are often specialized, systemic, and vertically transmitted. Pangquangou Nature Reserve is located in the middle of the of Luliang Mountain range. It was established for the conservation of the first-grade State protection animal, *Crossoptilon mantchuricum*, and the cold-temperate coniferous forest. It plays a significant role in water conservation, eco-tourism, biodiversity maintenance, and other functions in Pangquangou Nature Reserve. Many studies have been conducted; however few of them have examined the distribution and mechanism of fungal endophytes associated with common plants in Pangquangou Nature Reserve. In the present study, we assessed the endophyte infection rate of dominant plants in four different forest communities. Our objective was to investigate the effects of endophyte fungi association on soil properties, soil enzyme activity, and soil microbial communities in native habitats. We surveyed endophyte infection rates of four common plants (*Festuca rubra*, *Avena fatua*, *Carex alexeenkoana*, and *Poa annua*). We also analyzed the soil total carbon (C), total nitrogen (N), and total sulfur (S) with an Elemental Analyzer, and soil microbial community composition were assayed by using the high-throughput

**基金项目**:山西省应用基础研究面上青年基金项目(201601D021101); 山西省回国留学人员科研资助项目(2016-006); 山西省科技攻关项目(20150313001-3); 国家自然科学基金资助项目(31600308)

**收稿日期**:2016-05-31;　　**修订日期**:2016-10-09

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jiatong@sxu.edu.cn

sequencing technique. Our results showed that soil water content and ratio of carbon and nitrogen were the main factors affecting the endophyte infection rates of *Festuca rubra* and *Carex alexeenkoana*, and the soil C, N, S and soil water content were positively correlated with the endophyte infection rate of *Festuca rubra*. There were strong positive correlations between soil invertase and endophyte infection rates of *Festuca rubra*, as well as urease and acid phosphatase. However, *Carex alexeenkoana* exhibited opposite results to those of *Festuca rubra*. Inocybaceae is the dominant fungi of soil microbial community in Larix principis-rupprechtii community, but had different bacterial compositions in soil microbial community under four forest communities. Overall, there were different correlations between fungal endophyte infection rate and soil properties under different communities, and the effects of ecological factors were also different. Endophyte fungal contributed to change soil microbial community structure, and led to varying soil fungi and bacteria compositions in different forest communities. Our findings can help with further understanding the distribution of fungal endophytes associated with common plants in native habitats and the influence of endophyte infected plants on soil microbial community structure and ecological functions in ecosystems.

**Key Words**: fungal endophyte; endophyte infection rate; enzymatic activity; soil microbial community



内生真菌(fungal endophyte)是指存在于健康的活植物体内,并不使宿主形成明显病害症状的一类真菌[1]。感染内生真菌的宿主分布非常广泛,涉及草本、灌木、针叶树和藻类等多个类群,特别以禾本科植物最为常见。从世界范围来看,目前已发现有内生真菌至少存在于在 80 个属 290 多种禾本科植物中[2]。禾草内生真菌菌丝大多数存在于植物的顶部茎秆分生组织中,也分布在植物的叶片、叶鞘、种子和穗中,内生真菌的宿主植物主要集中在两个单子叶植物科:禾本科(Poaceae)和莎草科(Cyperaceae)中[3]。在植物营养器官中,茎基部分生组织中内生真菌菌丝密度高于叶鞘和叶片[2]。有研究发现不同生长阶段的宿主植物体内的内生真菌丰度和分布也有明显不同[4]。

对于全球自然生态系统中禾草内生真菌感染率的调查结果显示,芬兰高羊茅的感染率在 96%—100%之间[5];丹麦黑麦草感染率变化范围 4%—82%[6];北非的摩洛哥、突尼斯和地中海的撒丁岛地区高羊茅感染率分别为 89.3%,57.5%和 68.6%[7]。Vinton 等发现北美草原披碱草属禾草 *Elymus canadensis* 的种群感染率均为 100%[8]。南志标等对中国 21 个地区的披碱草(*Elymus dahuricus*)进行了染菌率调查,并在其中 6 个地区的披碱草种子中发现内生真菌感染率在 4.4%—100%[9]。内生真菌在内蒙古草原天然禾草中有广泛分布,常见禾草中有约 63%的禾草感染内生真菌[10]。Ahlholm 等在研究环境和宿主基因型对白桦内生真菌感染率的影响时发现,环境与基因型的交互作用共同决定特定基因型内生真菌在环境条件改变时的感染率[11]。

大量研究表明,内生真菌与人工禾草的关系是互利共生关系[12-13],而与天然禾草的共生关系是从拮抗到互利共生都存在[14-15]。内生真菌的影响不只限于宿主植物,还可能涉及植物所在生境的土壤微生物。土壤微生物参与推动生态系统的物质循环和能量流动,有机物的分解,养分转化等生化过程,是土壤养分的储存库和植物生长可利用养分的来源之一,可作为衡量土壤肥力水平和土壤养分资源生物有效性的重要指标[16]。禾草内生真菌对土壤微生物群落结构和功能的影响逐渐受到学者的重视[17]。有研究报道,内生真菌显著增加了盆栽羊草土壤中细菌、革兰氏阴性细菌、真菌磷脂脂肪酸含量和磷脂脂肪酸总量,增加了羊草样地土壤中革兰氏阳性细菌和放线菌的磷脂脂肪酸含量[18]。Casas 等发现存在于黑麦草中较高的内生真菌 *Neotyphodium occultans* 能够增加土壤真菌活性,影响土壤微生物群落的代谢多样性[19]。

目前关于天然禾草内生真菌的生态学效应的研究多集中于栽培禾草或天然禾草的盆栽实验,然而对原生生境中天然禾草内生真菌的分布及其对土壤微生物的影响鲜有报道。本文以庞泉沟自然保护区 4 个不同群落类型下的染菌禾草种群为研究对象,通过调查原生生境下内生真菌染菌率以及土壤理化性质和土壤酶活性,分别比较研究土壤理化性质和土壤酶活性对自然界染菌植株分布的影响,探究内生真菌对土壤微生物群落结构的影响,以期了解原生生境下不同感染率的禾草种群在生态系统中的各异生态学功能。

## 1　材料与方法

### 1.1　研究材料

2015 年 7 月在山西省庞泉沟自然保护区选取 4 个不同群落类型的样地(鬼箭锦鸡儿灌丛,山杨林,华北落叶松林,油松林)进行样品采集。庞泉沟自然保护区地处吕梁山脉中段,位于山西省交城县西北部和方山县东北部。地理位置 110°22′—37°55′ N。海拔 1600—2831 m。年平均气温在 3—4℃,相对湿度为 60%,雨量充沛,年平均降水 800 mm。本研究中,每个样地选取作为优势种的禾本科植物(紫羊茅,野燕麦,中亚薹草,早熟禾)进行染菌率检测。其中,每个样地内单株(丛)间隔 5—10 m,共采集 30 单株(丛)。每个样地取 3 个土壤样品,保存于冰盒中带回实验室,一部分土壤晒干后用于土壤理化性质的测定,另一部分将 3 个土壤样品混合后保存于-20℃冰箱中用于高通量测序。同时对各个采集样点进行编号,记录采集时间、地点、地理位置、海拔、土壤类型和草地群落类型等信息(表 1)。

### 1.2　研究方法

#### 1.2.1　内生真菌的检测

采用苯胺蓝染色法进行叶鞘内生真菌的检测,具体方法为:剪取成熟的叶片(带叶鞘),用解剖刀切开叶鞘部分上表皮层并用镊子撕下一块上表皮,撕裂面朝下将其置于滴有苯胺蓝染液的载玻片上,在酒精灯上加热几秒钟,染色 10—20 min 后,盖上盖玻片,压片并用吸水纸吸去多余的染液,于光学显微镜下观察。叶鞘中若出现大量深蓝色的菌丝则记录为该禾草为染菌植株。不同样地内,禾草内生真菌染菌率按某种禾草带菌植株占该禾草供试植株百分比计算。

**表 1　庞泉沟自然保护区不同采样地点的具体位置及土壤类型**

**Table 1　Locations of different plots and soil types in Pangquangou National Nature Reserve**

| 样地号 Plot number | 土壤微生物群落 Soil microbial community | 群落类型 Community types | 地点 Location | 地理坐标 Location coordinates 经度 Longitude | 地理坐标 Location coordinates 纬度 Latitude | 海拔 Elevation/m | 土壤类型 Soil type |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | CjMC | 鬼箭锦鸡儿灌丛 | 云顶山顶 | 110°32′39.80′′E | 37°53′09.88″N | 2651.3 | 不饱和黑毡土 |
| 2 | PdMC | 山杨林 | 麝香沟阳坡 | 111°30′00.82″E | 37°52′36.62″N | 2007.8 | 山地褐土 |
| 3 | LpMC | 华北落叶松林 | 罗坂沟阳坡 | 111°30′33.77″E | 37°53′06.30″N | 2101.0 | 山地褐土 |
| 4 | PtMC | 油松林 | 八道沟 | 111°27′39.16″E | 37°50′54.30″N | 1894.0 | 山地褐土 |

CjMC:鬼箭锦鸡儿灌丛微生物群落 *Caragana jubata* soil microbial community; PdMC:山杨林微生物群落 *Populus davidiana* soil microbial community; LpMC:华北落叶松林微生物群落 *Larix principis-rupprechtii* soil microbial community; PtMC:油松林微生物群落 *Pinus tabuliformis* soil microbial community

#### 1.2.2　土壤理化性质的测定

土壤比重的测定采用比重瓶法,土壤含水量(SWC)的测定采用环刀法。土壤孔隙度和土壤粒度使用 Mastersizer 3000 激光衍射粒度分析仪(Malvern Co.Ltd, Malvern, UK)进行测定。土壤总碳(C)、总氮(N)、总硫(S)含量使用元素分析仪(vario EL/MACRO cube, Elementar, Hanau, Germany)进行测定。采用苯酚钠—次氯酸钠比色法对土壤脲酶活性进行测定,过氧化氢酶的测定采用高锰酸钾滴定法,蔗糖酶的测定采用 3,5-二硝基水杨酸比色法,酸性磷酸酶的测定采用磷酸苯二钠比色法。

#### 1.2.3　土壤微生物群落结构的测定

用 OMEGA 土壤提取试剂盒进行基因组提取,利用 Qubit2.0 DNA 检测试剂盒对基因组 DNA 精确定量,以确定 PCR 反应加入的 DNA 量。PCR 所用的引物已经融合了 Miseq 测序平台的 V3-V4 通用引物。引物组成如下: 341F 引物: CCCTACACGACGCTCTTCCGATCTG (barcode) CCTACGGGNGGCWGCAG, 805R 引物 GACTGGAGTTCCTTGGCACCCGAGAATTCCAGACTACHVGGGTATCTAATCC。真菌扩增区域为 ITS1,引物组成如下:ITS1F 引物:CCCTACACGACGCTCTTCCGATCTN (barcode) CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA,ITS2-Rev 引物 GTGACTGGAGTTCCTTGGCACCCGAGAATTCCAGCTGCGTTCTTCATCGATGC。土壤样品送到生工生物工程

(上海)股份有限公司(Sangon Biotech(Shanghai)Co., Ltd)进行高通量测序。

### 1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 进行数据处理和作图,数据采用 SPSS 19.0 进行单因素和多因素方差分析处理。使用 CANOCO 4.5 进行 RDA 分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同群落下优势禾草的内生真菌染菌率

由图 1 可知,鬼箭锦鸡儿灌丛样地(样地 1)的紫羊茅和油松林样地(样地 4)的野燕麦内生真菌染菌率最高(100%),而且显著高于油松林样地的中亚薹草内生真菌染菌率(30.9%)。这说明在油松林样地中,不同植物基因型会显著影响禾草的染菌率。山杨林样地(样地 2)以及华北落叶松林样地(样地 3)的野燕麦、早熟禾和中亚薹草内生真菌感染率不同,其中,早熟禾的内生真菌感染率达 90%,但这两个样地中的禾草染菌率无显著差异。中亚薹草在 3 个不同样地之间的内生真菌染菌率也无显著差异,其染菌率为 30.9%—54.9%。野燕麦在两个样地之间的内生真菌感染率也无显著差异,这表明不同地理种群对中亚薹草和野燕麦的内生真菌感染率影响不大,但不同植物种之间染菌率差异较大。

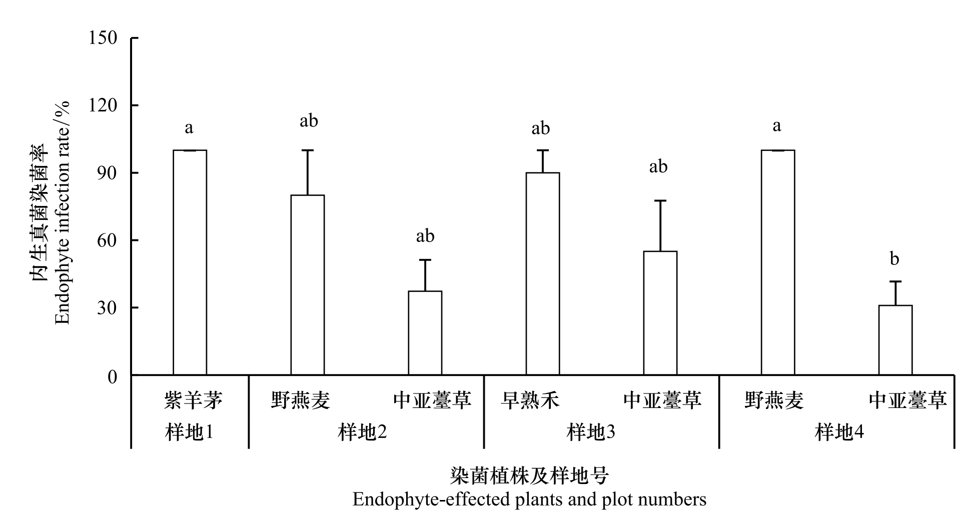



**图 1 各个样地的不同种禾草内生真菌感染率**

**Fig.1 Endophyte infection rate of different grasses in each plot**

不同小写字母表示差异显著($P< 0.05$)

### 2.2 土壤理化性质对禾草内生真菌感染率的影响

不同群落类型样地中,几种常见感染内生真菌的禾草分布受到土壤理化性质和土壤酶活性的影响(表 2,图 2),为研究这些生态因子对禾草染菌率的影响大小以及影响每种禾草的重要因素,使用软件 CANOCO 5.0 对实验数据进行了 RDA 约束排序分析,得到 4 种感染内生真菌的禾草与 8 种土壤理化性质及 4 种土壤酶活性之间的关系(图 2)。结果表明土壤理化性质能够解释 93.7%的 4 种常见禾草内生真菌染菌率的变异,其中,第一排序轴解释了 52%的变异信息,主要影响紫羊茅、中亚薹草和野燕麦的染菌率的理化性质是土壤水分含量和碳氮比(C/N)。第二排序轴解释了 39.3%的变异信息,主要与 pH 和总碳有关。不同土壤理化性质以及土壤酶活性与禾草内生真菌染菌率的相关性也不尽相同,土壤 C、N、S 以及土壤水分含量与紫羊茅的内生真菌染菌率成正相关,土壤蔗糖酶、脲酶和酸性磷酸酶与紫羊茅的感染率显著正相关,但是,中亚薹草则与紫羊茅具有相反的结果。野燕麦染菌率与 C/N 及过氧化氢酶成显著正相关关系,与 S 含量成显著负相关关系(表 2)。早熟禾受土壤理化性质和酶活性的影响较小,只与土壤碳含量显著负相关。这表明不同的禾草内生真菌染菌率与土壤理化性质相关性不同,且受到的生态因子影响大小也各有差异。

**表 2　内生真菌染菌率及其影响因子之间的相关性 *r***

**Table 2　Correlation matrix of endophyte infection frequency and its influencing factors**

| 因子 Factor | 紫羊茅 *Festuca rubra* | 野燕麦 *Avena fatua* | 中亚薹草 *Carex alexeenkoana* | 早熟禾 *Poa annua* |
|---|---|---|---|---|
| 土壤孔隙度 Soil porosity | 0.208 | -0.231 | -0.303 | -0.002 |
| 土壤粒径 Particle size | 0.328 | -0.423 | -0.098 | 0.291 |
| 全氮 Total nitrogen | 0.747** | -0.287 | -0.621* | -0.501 |
| 全碳 Total carbon | 0.715** | -0.097 | -0.641* | -0.682* |
| 碳氮比 Carbon nitrogen ratio | -0.415 | 0.685* | 0.237 | -0.273 |
| 全硫 Total sulfur | 0.902** | -0.680* | -0.631* | -0.135 |
| pH | -0.153 | 0.065 | 0.207 | 0.122 |
| 土壤含水量 Soil water content | 0.794** | -0.57 | -0.506 | -0.115 |
| 过氧化氢酶 Catalase | -0.454 | 0.689* | 0.105 | -0.306 |
| 脲酶 Urease | 0.922** | -0.32 | -0.675* | -0.487 |
| 蔗糖酶 Sucrase | 0.987** | -0.441 | -0.726** | -0.442 |
| 酸性磷酸酶 Acid phosphatase | 0.978** | -0.393 | -0.719** | -0.495 |

* 表示在 0.05 水平上相关性显著; ** 表示在 0.01 水平上相关性极显著

### 2.3　不同染菌率的植被对土壤微生物群落结构的影响

两样地中排在前 21 个细菌科的高通量数据结果表明,在细菌科的水平上,华北落叶松林土壤细菌群落主要是 Chitinophagaceae,其相对丰度分别占整体细菌微生物群落的 5.79%,其次是鞘脂单胞菌科(Sphingomonadaceae)、芽单胞菌科(Gemmatimonadaceae)和肠杆菌科(Enterobacteriaceae),其相对丰度分别为 5.15%、3.68% 和 3.39%(图 3)。油松林土壤细菌中最主要的为浮霉菌科(Planctomycetaceae,相对丰度 9.27%),其次是芽单胞菌科、红环菌科(Rhodocyclaceae)和鞘脂单胞菌科,分别占油松林土壤细菌微生物群落的 4.32%、4.12% 和 3.59%。这说明不同染菌植被群落类型下的细菌微生物群落组成不同,其相对丰度变异性较大。

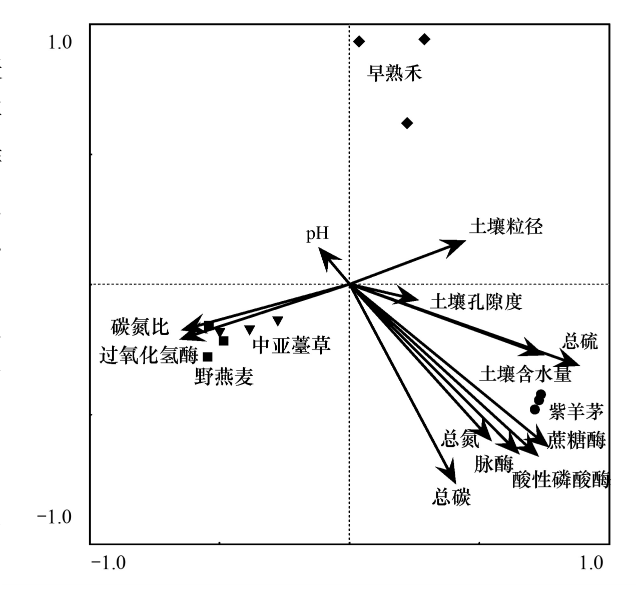



**图 2　不同禾草内生真菌染菌率与土壤理化性质及酶活性的 RDA 分析**

**Fig.2　Redundancy analysis (RDA) bi-plot of endophyte infection rate, soil properties and enzyme activity**

在真菌科的水平上,油松林土壤真菌的优势群落是丝盖伞科(Inocybaceae),相对丰度达 37.67%,其次是革菌科(Thelephoraceae)、蜡伞科(Hygrophoraceae)和丝膜菌科(Cortinariaceae),相对丰度分别为 19.87%、18.59% 和 10.52%(图 4)。相似地,丝盖伞科也是华北落叶松林土壤真菌群落的优势微生物,其相对丰度分别占整体真菌微生物群落的 51.25%,其次是革菌科和被孢霉科(Mortierellaceae),其相对丰度分别为 9.84%和 4.01%。这表明两个群落类型下的优势真菌组成相同,但其相对丰度具有差异。

## 3　讨论

### 3.1　不同群落类型对优势禾草内生真菌染菌率的影响

地中海草原区紫羊茅(*F. rubra*)内生真菌 *Epichloë festuca* 的 6 个种群感染率在 44%—92%之间[20]。本研究中鬼箭锦鸡儿灌丛样地的紫羊茅内生真菌染菌率高达 100%。魏宇昆等发现不同样地羽茅种群的内生真菌侵染率差别较大,侵染率最高的西乌旗种群和羊草样地种群都为 90%,定位站种群为 80%,而霍林郭勒种

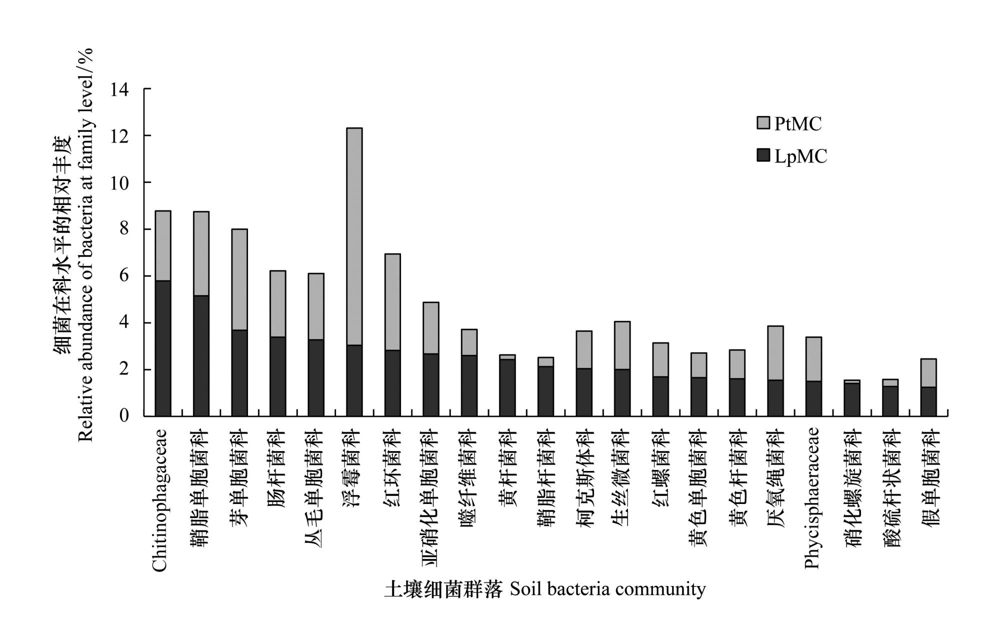



图 3 在科水平上不同样地土壤细菌的相对丰度

**Fig.3 Relative abundance of bacteria at family level in different plots**

LpMC:华北落叶松林土壤微生物群落 *Larix principis-rupprechtii* soil microbial community;PtMC:油松林土壤微生物群落 *Pinus tabuliformis* soil microbial community

群的侵染率只有 40%[10]。与此结果不同,本研究发现中亚薹草在 3 个不同样地之间的内生真菌染菌率也无显著差异,其染菌率为 30.9%—54.9%。野燕麦在两个样地之间的内生真菌感染率也无显著差异,其原因可能是自然种群的内生真菌感染率对宿主而言,其"成本"和"收益"会随着空间和时间以及环境选择压力的变化而改变,感染率也会相应地发生变化[21-23]。Clay 和 Schardl 认为,中等感染水平的内生真菌种群是不稳定的,感染率有增加或降低的可能,这取决于所在环境条件的选择方向[24]。另外,分布区季节更替、环境空气湿度、植物高度、其他植物类群都可能影响内生真菌的分布[25]。从整个生态系统层面考虑,不同感染率的禾草种群可能具有各异的生态学功能,是整个系统得以维持的条件之一,也是生态系统进化到某一阶段的结果。

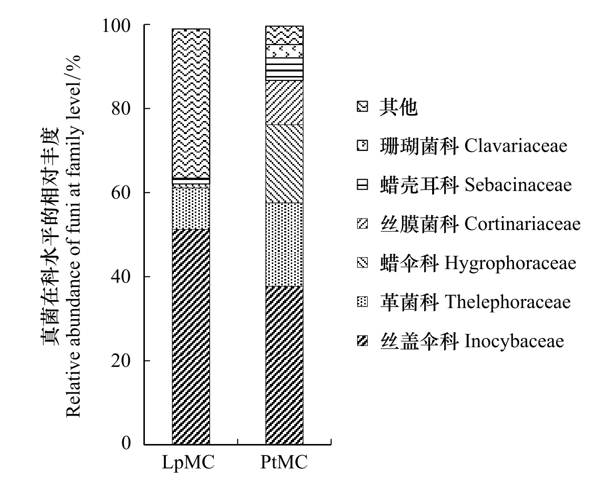



图 4 在科水平上不同样地的土壤真菌相对丰度

**Fig.4 Relative abundance of fungi at family level in different plots**

LpMC:华北落叶松林土壤微生物群落 *Larix principis-rupprechtii* soil microbial community;PtMC:油松林土壤微生物群落 *Pinus tabuliformis* soil microbial community

### 3.2 土壤理化性质及土壤酶活性对植被内生真菌感染率的影响

Lewis 等研究发现,黑麦草属野生种群的内生真菌感染水平和 5 种气候因子有显著的相关性,其中最显著的是蒸散量和水分供给不足,回归分析表明 5 个因素占到总变异的 56%,仅水分供给不足就占到 43%,感染率的空间分布表现为高感染率种群绝大多数分布在夏季干旱胁迫频繁发生的地中海沿岸[26]。本研究得到类似的结论,实验结果表明紫羊茅、中亚薹草和野燕麦染菌率的主要影响因素是土壤水分含量和碳氮比(C/N),其原因可能是内生真菌的正效应在关键时刻才表现出来,例如在极度、长期的干旱胁迫或种群数量快速下降时,共生体表现出较强的竞争力。本研究还发现土壤 C、N、S 以及土壤水分含量与紫羊茅的内生真菌染菌率成正相关,其部分原因可能是内生真菌感染提高了紫羊茅所在样地的土壤 C、N 含量,促进土壤中 C、N 的

积累[27]。

### 3.3　不同染菌率的植被对土壤微生物群落结构的影响

关于内生真菌感染对宿主所在土壤的微生物群落结构的影响,大多以高羊茅和黑麦草为研究对象,而且结果并不一致。Rudgers 和 Clay 指出,禾草内生真菌对群落水平的影响大于对某个种群的影响[28]。Rudgers 和 Orr 通过研究感染 *Neotyphodium coenophialum* 内生真菌的高羊茅对当地不同树种生长的副作用,发现禾草内生真菌改变土壤的微生物群落[29]。Jenkins 等发现, 感染内生真菌的高羊茅降低土壤中多种细菌的含量[30];而 Iqbal 等研究发现,感染内生真菌的高羊茅显著提高了土壤微生物生物量[27]。本文以原生生境不同群落类型下不同优势禾草为材料的研究结果表明,两个样地的土壤真菌群落优势真菌都是丝盖伞科,但不同染菌植被群落类型下的优势细菌微生物群落组成不同,其原因可能在于内生真菌感染对土壤细菌群落结构组成的影响大于对土壤真菌的影响。紫羊茅的感染率与土壤蔗糖酶、脲酶和酸性磷酸酶显著正相关,但中亚薹草与紫羊茅的结果相反,而染菌早熟禾与土壤理化性质和酶活性的关系不大,其原因可能在于内生真菌可以改变植物衰老叶片的化学组成,对不同植物的枯落物的分解速率不同[31-32],进而对土壤微生物群落的结构和活性的影响结果具有一定差异。关于内生真菌感染如何改变宿主土壤微生物群落结构的原因目前还不明确,也可能是内生真菌能通过改变宿主禾草根系分泌物的含量,来改变土壤的理化性质, 进而改变土壤微生物群落结构[33]。

**参考文献(References):**


[1] Arnold A E, Maynard Z, Gilbert G S, Coley P D, Kursar T A. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? Ecology letters, 2000, 3(4): 267-274.

[2] Clay K. Fungal endophytes of grasses. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21(1): 275-297.

[3] Schardl C L. *Epichloë festucae* and related mutualistic symbionts of grasses. Fungal Genetics and Biology, 2001, 33(2): 69-82.

[4] Bony S, Pichon N, Ravel C, Durix A, Balfourier F, Guillaumin J. The relationship between mycotoxin synthesis and isolate morphology in fungal endophytes of *Lolium perenne*. New Phytologist, 2001, 152(1): 125-137.

[5] Saikkonen K, Ion D, Gyllenberg M. The persistence of vertically transmitted fungi in grass metapopulations. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2002, 269(1498): 1397-1403.

[6] Jensen A M D, Roulund N. Occurrence of *Neotyphodium* endophytes in permanent grassland with perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in Denmark. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2004, 104(3): 419-427.

[7] Clement S L, Elberson L R, Youssef N N, Davitt C M, Doss R P. Incidence and diversity of *Neotyphodium* fungal endophytes in tall fescue from Morocco, Tunisia, and Sardinia. Crop Science, 2001, 41(2): 570-576.

[8] Vinton M A, Kathol E S, Vogel K P, Hopkins A A. Endophytic fungi in Canada wild rye in natural grasslands. Journal of Range Management, 2001, 54(4): 390-395.

[9] Zhang Y P, Nan Z B. Distribution of epichloë endophytes in Chinese populations of *Elymus dahuricus* and variation in peramine levels. Symbiosis, 2007, 43(1): 13-19.

[10] 魏宇昆. 中国北方草原禾草内生真菌资源调查及芨芨草属植物内生真菌的遗传多样性研究[D]. 天津: 南开大学, 2006.

[11] Ahlholm J U, Helander M, Lehtimäki S, Wäli P, Saikkonen K. Vertically transmitted fungal endophytes: different responses of host-parasite systems to environmental conditions. Oikos, 2002, 99(1): 173-183.

[12] Rasmussen S, Liu Q H, Parsons A J, Xue H, Sinclair B, Newman J A. Grass-endophyte interactions: a note on the role of monosaccharide transport in the *Neotyphodium lolii-Lolium perenne* symbiosis. New Phytologist, 2012, 196(1): 7-12.

[13] Ren A Z, Gao Y B, Zhou F. Response of *Neotyphodium lolii*-infected perennial ryegrass to phosphorus deficiency. Plant Soil and Environment, 2007, 53(3): 113-119.

[14] Jia T, Shymanovich T, Gao Y B, Faeth S H. Plant population and genotype effects override the effects of *Epichloë* endophyte species on growth and drought stress response of *Achnatherum robustum* plants in two natural grass populations. Journal of Plant Ecology, 2015, 8(6): 633-641.

[15] Jia T, Oberhofer M, Shymanovich T, Faeth S H. Effects of hybrid and non-hybrid *Epichloë* endophytes and their associated host genotypes on the response of a native grass to varying environments. Microbial Ecology, 2016, 72(1): 185-196.

[16] 李秀璋, 方爱国, 李春杰, 南志标. 禾草内生真菌对其它微生物的影响研究进展. 生态学报, 2015, 35(6): 1660-1671.

[17] Buyer J S, Zuberer D A, Nichols K A, Franzluebbers A J. Soil microbial community function, structure, and glomalin in response to tall fescue

endophyte infection. Plant and Soil, 2011, 339(1-2): 401-412.

[18] 周勇, 郑璐雨, 朱敏杰, 李夏, 任安芝, 高玉葆. 内生真菌感染对禾草宿主生境土壤特性和微生物群落的影响. 植物生态学报, 2014, 38(1): 54-61.

[19] Casas C, Omacini M, Montecchia M S, Correa O S. Soil microbial community responses to the fungal endophyte *Neotyphodium* in Italian ryegrass. Plant and Soil, 2011, 340(1-2): 347-355.

[20] Zabalgogeazcoa I, de Aldana B R V, Criado B G, Ciudad A G. The infection of *Festuca rubra* by the fungal endophyte *Epichloë festucae* in Mediterranean permanent grasslands. Grass and Forage Science, 1999, 54(1): 91-95.

[21] Brem D, Leuchtmann A. *Epichloë* grass endophytes increase herbivore resistance in the woodland grass *Brachypodium sylvaticum*. Oecologia, 2001, 126(4): 522-530.

[22] Cheplick G P, Perera A, Koulouris K. Effect of drought on the growth of *Lolium perenne* genotypes with and without fungal endophytes. Functional Ecology, 2000, 14(6): 657-667.

[23] Morse L J, Day T A, Faeth S H. Effect of *Neotyphodium* endophyte infection on growth and leaf gas exchange of Arizona fescue under contrasting water availability regimes. Environmental and Experimental Botany, 2002, 48(3): 257-268.

[24] Clay K, Schardl C. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. The American Naturalist, 2002, 160(S4): S99-S127.

[25] Petrini O. Fungal endophytes of tree leaves//Andrews J H, Hirano S S, eds. Microbial Ecology of Leaves. New York, NY: Springer, 1991: 179-197.

[26] Lewis G C, Ravel C, Naffaa W, Astier C, Charmet G. Occurrence of *Acremonium* endophytes in wild populations of *Lolium* spp. in European countries and a relationship between level of infection and climate in France. Annals of Applied Biology, 1997, 130(2): 227-238.

[27] Iqbal J, Siegrist J A, Nelson J A, McCulley R L. Fungal endophyte infection increases carbon sequestration potential of southeastern USA tall fescue stands. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 81-92.

[28] Rudgers J A, Clay K. Endophyte symbiosis with tall fescue: how strong are the impacts on communities and ecosystems? Fungal Biology Reviews, 2007, 21(2-3): 107-124.

[29] Rudgers J A, Orr S. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. Journal of Ecology, 2009, 97(2): 247-255.

[30] Jenkins M B, Franzluebbers A J, Humayoun S B. Assessing short-term responses of prokaryotic communities in bulk and rhizosphere soils to tall fescue endophyte infection. Plant and Soil, 2006, 289(1-2): 309-320.

[31] Lemons A, Clay K, Rudgers J A. Connecting plant-microbial interactions above and belowground: a fungal endophyte affects decomposition. Oecologia, 2005, 145(4): 595-604.

[32] Siegrist J A, McCulley R L, Bush L P, Phillips T D. Alkaloids may not be responsible for endophyte-associated reductions in tall fescue decomposition rates. Functional Ecology, 2010, 24(2): 460-468.

[33] Van Hecke M M, Treonis A M, Kaufman J R. How does the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* affect tall fescue (*Festuca arundinacea*) rhizodeposition and soil microorganisms? Plant and Soil, 2005, 275(1-2): 101-109.